

Les Grenouilles vertes de la Belgique et des régions limitrophes

Données chorologiques et écologiques

Joël BURNY* & Georges H. PARENT*

*8/9, de Gerlachestraat, 3500 Hasselt, Belgique

*37, rue des Blindés, 6700 Arlon, Belgique

ABSTRACT. - 1. In Belgium, Luxemburg, Northern France and the surrounding regions, three types of green frogs have been found: *Rana lessonae* (L), *R. kl. esculenta* (E) and *R. ridibunda* (R); the latter is not indigenous.

They realize the following systems of populations: L = E often encountered, L < E also frequent, L > E seldom [for instance in the Fagne and Famenne region], L in High Belgium and surrounding regions (High Ardennes, Oesling, Belgian Lorraine, Gutland in Luxembourg), E known from the maritime district, the Boulonnais region and the great valleys, that last point needing further corroboration.

2. The present distribution of L and E seems to be more the consequence of historical factors than of ecological ones. The pure populations of L that we believe to have discovered in the Ardennes, the Lorraine and the Northern part of the Vogesian Mountains must certainly be protected.

The unexpected role of the "cloups" ("mardelles" in French), which are natural enclosed hollows developed on marl, is stressed. These biotopes must also be particularly protected.

The green frogs must also be put in the lists of legally protected animals. Any new importation of R should be prohibited.

3. The determinations of L, made by BOULENGER (1891; 1896-97; 1918; 1921-22) almost one hundred years ago, were correct, but the recent data published by HULSELMANS (1979) have not all been corroborated by our own research. This seems to be due to the inadequate methodology used by HULSELMANS.

4. The ecology of both L and E have been studied. L is not only found in oligotrophic water.

La science progresse toujours par petits pas, mais Leszek BERGER lui en fit faire incontestablement un très grand. L'accumulation, depuis 20 ans, de questions dont beaucoup restent sans réponse, le prouve.

1. POSITION DU PROBLEME ET OBJECTIFS DU TRAVAIL

Les nombreuses conceptions du statut taxonomique à accorder aux trois principaux phénotypes de Grenouilles vertes d'Europe occidentale et centrale peuvent être ramenées à trois catégories:

(1) il n'existe qu'une seule espèce comportant plusieurs sous-espèces ou présentant un cline morphologique dépendant de facteurs extrinsèques;

(2) il existe deux espèces, *Rana esculenta* et *Rana ridibunda*, avec ou sans hybrides ou intermédiaires, selon les différents auteurs;

(3) il existe deux espèces anciennes, *Rana ridibunda* et *Rana lessonae*, dont serait issue plus récemment une troisième espèce *Rana esculenta*.

C'est cette troisième conception qui est aujourd'hui admise. Un statut taxonomique particulier a été accordé à *Rana esculenta*, considérée comme un "klepton" (DUBOIS & GÜNTHER, 1982; DUBOIS, 1982).

On trouvera de bonnes synthèses sur ce problème, en anglais (BERGER, 1973, 1977; UZZELL & BERGER, 1975; UZZELL & HOTZ, 1979; UZZELL, GÜNTHER & BERGER, 1977), en allemand (HOTZ, 1974), en français (DUBOIS, 1977) et en italien (HOTZ & BRUNO, 1980).

Le seul point qui doit être souligné pour la bonne compréhension

du texte qui suit est celui de populations pures, soit de *Rana kl. esculenta*, soit de *Rana lessonae*.

A travers toute l'Europe occidentale, les auteurs qui ont étudié la question semblent unanimes à reconnaître l'existence de populations mélangées de *lessonae* et d'"*esculenta*". C'est ce que l'on a appelé le "système L-E" (UZZELL & BERGER, 1975). C'était en particulier le cas en Suisse (BLANKENHORN, HEUSSER & VOGEL, 1971), en Sarre (HALFMANN & MÜLLER, 1972) et en France (DUBOIS, 1982).

L'existence de populations pures de *lessonae* était pourtant connue avec certitude en URSS (30 à 50° long. E et 48 à 59° lat. N) et en certains endroits des côtes baltes de Suède (FORSELIUS, 1963, qui cite des informations communiquées par TARENTJEV). Ces données furent confirmées pour la Suède par EBENDAL (1977, 1979), EBENDAL, BERGLUND & RYMAN (1981), EBENDAL & UZZELL (1982), et pour l'URSS par BORKIN et al. (1979).

Des populations composées exclusivement de *R. kl. esculenta* ont été découvertes, dans le nord de l'Allemagne de l'Est (GÜNTHER, 1970, 1976), sur les côtes baltes de la Suède (EBENDAL, 1979; EBENDAL & UZZELL, 1982), en Pologne (BERGER, ROGUSKI & UZZELL, 1978) et en France, dans le département de l'Indre (TUNNER, HEPPICH & DUBOIS, inédit, cité par DUBOIS, 1982).

GÜNTHER (1976) a pu établir que ces populations pures d'*esculenta* comportaient toujours beaucoup d'individus triploïdes: souvent 40 %, parfois même 80 %!

Notre travail vise uniquement à donner un premier aperçu de la répartition des taxons présents et à en préciser l'écologie respective. Il ne prétend pas apporter des informations biométriques sur les animaux étudiés.

2. LES DONNEES DE LA LITTERATURE RELATIVES AU TERRITOIRE ETUDIE

Nous avons trouvé des informations relatives aux "Grenouilles vertes" dans une cinquantaine de publications, mais il n'y a que quatre auteurs qui nous ont permis de préciser les taxons. Pour trois d'entre eux, il s'agit de travaux très récents (BERGMANS & PARENT, 1981; HULSELMANS, 1979; WIJNANDS, 1977).

Le quatrième auteur n'est autre que BOULENGER, qui avait déjà reconnu la présence de *Rana lessonae* en Belgique il y a presque un siècle!

Nous disposons en fait de plusieurs sources d'informations:

(a) ses publications (1891, 1896-97, 1921, 1922 et accessoirement 1918 où il ne cite qu'une seule station);

(b) le matériel conservé à l'Institut royal des Sciences naturelles, à Bruxelles et qui avait été identifié autrefois par BOULENGER (et dont nous avons dressé l'inventaire pour la préparation de l'Atlas provisoire commenté de l'herpétofaune de la Belgique et du Grand-Duché de Luxembourg: PARENT, 1979 b);

(c) la correspondance que BOULENGER avait échangée avec Dom Bède LEBBE, de l'Abbaye de Maredsous (Denée, province de Namur, Belgique); dans une de ses lettres (22 août 1908), BOULENGER écrit à propos de *Lessonae*: "cette variété est répandue en Belgique". Dans les lettres datées des 4, 16 et 28 juillet 1908, on trouve des indications de provenance de *Lessonae* que les moines de l'Abbaye lui avaient envoyées. Ces collections sont conservées au British Museum. (A propos des relations entre BOULENGER et l'Abbaye de Maredsous et des collections herpétologiques qui s'y trouvent, voir PARENT, 1979 a).

Nos observations de terrain nous ont permis de confirmer ces diverses déterminations de *R. lessonae* faites par BOULENGER.

Les travaux de WIJNANDS ne concernent que 17 populations, toutes situées aux Pays-Bas. Ils n'apportent que peu d'informations pour les zones limitrophes de la Belgique mais ils sont importants du point de vue méthodologique (WIJNANDS & VAN GELDER, 1976; WIJNANDS, 1977, 1978, 1979, 1980).

Ce sont ces données qui servirent à l'élaboration des cartes publiées dans l'ouvrage de SPARREBOOM (voir BERGMANS & PARENT, 1981), où les cartes concernant *R. lessonae* et *R. esculenta* s. str. sont de BERGMANS exclusivement, car on ne disposait pas encore il y a trois ans de données suffisantes pour effectuer une cartographie de ces deux taxons en Belgique et au Grand-Duché de Luxembourg.

Le seul travail consacré jusqu'ici aux Grenouilles vertes de Belgique est celui de HULSELMANS (1979). Sur 124 exemplaires examinés, un seul est rapporté à *R. ridibunda*, mais il s'agit d'un juvénile, 9 sont rapportés à *lessonae* (mais dans 8 cas sur les 9, *esculenta* est également connue de cette localité), enfin tous les autres relèvent soit de *esculenta*, soit d'un type intermédiaire entre *lessonae* et *esculenta*.

Contrairement à ce qu'affirme l'auteur, l'entièreté de la collection de l'Institut royal des Sciences naturelles à Bruxelles n'a pas été examinée. Dans la liste, divers noms de lieux sont mal orthographiés ou tellement imprécis qu'ils deviennent équivoques.

HULSELMANS utilisa deux méthodes différentes pour identifier les animaux. Le premier critère correspondait exclusivement à la forme du tubercule métatarsien. La deuxième méthode était basée sur un graphique portant en ordonnée le rapport longueur du 1er orteil / longueur du tubercule métatarsien et, en abscisse, le rapport longueur du tibia / longueur du tubercule métatarsien. Les deux méthodes utilisées ne conduisent à des résultats concordants que pour 9 échantillons de *Lessonae*, 1 de *ridibunda* et pour 23 d'*esculenta* sensu stricto, soit 33 résultats concordants sur un total de 124 échantillons. C'était la preuve que des critères morphologiques sommaires, surtout lorsqu'on les utilise "à vue", sont insuffisants pour garantir une détermination et qu'il faut utiliser des techniques plus élaborées, comme par exemple les formules mises au point par WIJNANDS. Mais au lieu d'écarter ces méthodes inadéquates, l'auteur tire la conclusion qu'il existe en Belgique un grand nombre d'individus intermédiaires entre *Lessonae* et *esculenta*, ce qui est en contradiction avec les données de BERGER et de tous ceux qui ont étudié le problème après lui. HULSELMANS conclut qu'il y aurait en Belgique 29 % d'individus intermédiaires; l'examen objectif de ses tableaux montrerait qu'il y en a environ 70 %.

A la lumière de l'expérience acquise sur le terrain, ceci ne nous paraît pas en accord avec la réalité.

Nous pensons que la disparité des résultats obtenus par HULSELMANS est due au fait:

(1) que le premier critère utilisé s'appuyait uniquement sur la forme du tubercule métatarsien et qu'il a été utilisé "à vue", donc de manière totalement subjective;

(2) qu'HULSELMANS ne mesurait que la longueur du callus et jamais la hauteur, alors qu'il s'agit d'un critère indispensable;

(3) qu'il a travaillé exclusivement sur du matériel fixé, parfois depuis longtemps et qu'il n'a pas suffisamment tenu compte de la contraction musculaire qui excède celle du callus cartilagineux.

Le travail de HULSELMANS ne comporte aucune considération écologi-

que ni biogéographique et il s'avère impossible sur la base de cette publication de savoir finalement quels sont les taxons présents en Belgique, quelle est leur écologie respective et quelle est leur répartition particulière. La bibliographie ne mentionne ni les travaux de BOULENGER, ni celui de WIJNANDS & VAN GELDER (1976) où les formules que nous avons utilisées étaient déjà publiées (page 420)!

3. MATERIEL ET METHODES

La carte synthétique que nous publions (fig. 1) est basée sur plus de 600 données enregistrées et sur des informations tirées d'une cinquantaine de publications. Celles-ci, ne comportant que des informations régionales et, dans la majeure partie des cas, uniquement ponctuelles, ne sont pas reprises dans la bibliographie finale.

Toutes ces informations nous permettent d'établir la présence de "Grenouilles vertes" (*R. kl. esculenta* + *R. lessonae*) dans plus de 1000 carrés de 4 km de côté (fig. 1).

Un fichier codé, se trouvant dans les archives du second auteur, permet de retrouver en moins d'une minute la (ou les) source(s) de l'information cartographiée. Les principes de cette cartographie "fine" et la trame de référence ont été décrits dans l'Atlas provisoire des Batraciens et Reptiles de la Belgique et du Grand-Duché de Luxembourg (PARENT, 1979 b).

Rappelons que cette trame est étendue actuellement à toute la zone qui correspond au tiers supérieur de la France et que vers l'Est, elle englobe tout le bassin de la Moselle jusqu'à la confluence. C'est la trame utilisée par les Instituts floristiques belgo-luxembourgeois et franco-belge (IFFB).

Les informations portées sur les cartes des trois taxons (*esculenta* s. str., *lessonae* et *ridibunda*) (fig. 2, 3, 4) correspondent exclusivement à des observations et à du matériel personnels, nos récoltes ayant toutes été faites au cours des 20 dernières années.

L'identification du matériel est basée sur des critères biométriques uniquement. Nous avons utilisé les formules proposées par WIJNANDS & VAN GELDER (1976: 419-420). Mises au point pour des populations des Pays-Bas, ces formules nous semblaient être les plus appropriées pour le terri-

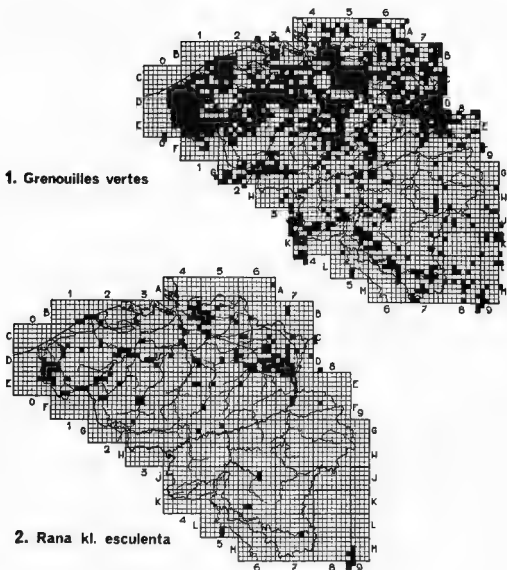


Fig. 1. - Répartition en Belgique, au Grand-Duché de Luxembourg et dans les régions limitrophes, des "Grenouilles vertes". Les informations reposent sur environ 650 données, dont une cinquantaine sont tirées de la littérature. Chaque petit carré représente 16 km².

Fig. 2. - Répartition en Belgique, au Grand-Duché de Luxembourg et dans les régions limitrophes de *Rana kl. esculenta*. Toutes les données cartographiées reposent sur des observations des deux auteurs, effectuées au cours des 20 dernières années.

3. *Rana lessonae*



4. *Rana ridibunda*

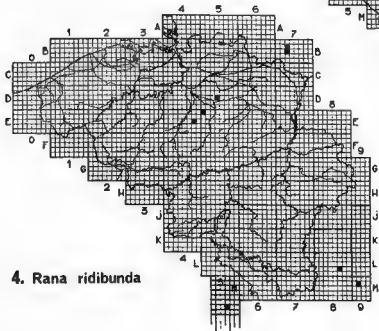


Fig. 3. - Répartition en Belgique, au Grand-Duché de Luxembourg et dans les régions limitrophes de *Rana lessonae*. Même remarque que pour la fig. 2.

Fig. 4. - Répartition en Belgique, au Grand-Duché de Luxembourg et dans les régions limitrophes de *Rana ridibunda*. Même remarque que pour la fig. 2. Cette espèce n'est pas indigène dans le territoire étudié.

toire étudié et en particulier pour la Campine limbourgeoise où beaucoup d'observations furent faites. Il est évident que cela mériterait d'être confirmé par une étude électrophorétique de quelques dizaines d'individus.

L'application de ces formules fut faite à l'aide d'une calculatrice électronique programmable qui permettait une détermination très rapide des échantillons examinés. Il faut rendre attentif au fait qu'une telle technique de travail livre uniquement une détermination et que nous ne disposons donc d'aucune valeur chiffrée.

Nous utilisons une technique biométrique de détermination du matériel mais nous n'avons jamais envisagé de faire l'étude biométrique de ces populations.

Ces déterminations n'ont guère posé de problèmes et nous n'avons pas trouvé ce type intermédiaire entre *esculenta* et *lessonae* dont parle HULSELMANS (1979). Sur l'ensemble du matériel examiné, il n'y eut que 3 exemplaires critiques. Dans les trois cas, la détermination était délicate parce qu'il y avait une dissymétrie du développement des callus sur les deux pattes. Ce fut le cas pour deux Grenouilles provenant de Genk, lieu-dit De Maten (Campine limbourgeoise) et d'un exemplaire provenant de Veerle, lieu-dit De Werft (province d'Anvers).

Il est toutefois apparu aux deux auteurs qu'après avoir déterminé ainsi plusieurs dizaines de Grenouilles vertes, l'oeil s'exerce et qu'on finit par distinguer un certain nombre de caractères externes qui permettent dans une grande majorité de cas de distinguer *Rana lessonae* et *R. kl. esculenta*.

A côté des dimensions des tubercules métatarsiens (très saillants chez *lessonae*) que l'on rapporte à la longueur du tibia, on constate des différences dans la forme générale du corps (en navette ou en forme d'obus chez *lessonae*, mais beaucoup plus effilé chez *esculenta*), du profil du museau (obtus chez *lessonae*, en ogive chez *esculenta*), de la saillie des yeux par rapport au corps (plus saillants chez *esculenta*, mais s'inscrivant par contre davantage dans le profil général du corps chez *lessonae*), de la longueur relative des pattes postérieures par rapport au corps (plus courtes chez *lessonae*), du caractère lisse (*lessonae*) ou granuleux (*esculenta*) du dos, des lignes latérales dorsales plus ou moins saillantes (très saillantes chez *esculenta*), des macules (*lessonae*) ou des zébrures (fréquentes chez *esculenta*) des pattes postérieures, de la couleur de fond de l'animal (mate et

bronzée chez *lessonae*, d'un vert plus vif chez *esculenta*), de la répartition et de l'intensité des taches colorées.

Ce sont, sans nul doute, des critères de ce genre qui avaient été utilisés naguère par BOULENGER et dont nous pouvons confirmer l'exactitude de diagnostic ici à l'aide de la méthode biométrique de WIJNANDS.

Des caractères éthologiques peuvent même compléter cet éventail de critères: les cris sont différents et *Rana lessonae* plonge beaucoup plus vite dans l'eau qu'*esculenta*. D'autres traits de spécificité comportementale ont été mis en évidence par HEYM (1974).

Quant aux particularités écologiques des biotopes fréquentés par les Grenouilles vertes, elles n'ont été prises en considération qu'après avoir effectué les déterminations, ou indépendamment de celles-ci, de manière à éviter tout à priori. Ceci nous a permis de montrer que le "portrait-robot" de l'écologie des trois taxons, que colporte la littérature, doit être quelque peu nuancé (voir 4.3). GÜNTHER (1974) avait déjà insisté sur la plasticité écologique de ces espèces, en particulier de *R. kl. esculenta*.

4. LES RESULTATS ACQUIS ACTUELLEMENT

4.1. DONNEES TAXONOMIQUES

Trois taxons sont reconnus dans le territoire considéré qui couvre la Belgique, le Grand-Duché de Luxembourg, le nord de la France du Boulonnais à l'Alsace, les territoires adjacents aux Pays-Bas et en Allemagne occidentale (surtout l'Eifel).

Jusqu'ici nous avons mis en évidence les types suivants de populations:

(1) *Rana kl. esculenta* associée à *R. lessonae* dans des proportions équivalentes. C'est le "système L-E" de UZZELL & BERGER (1975), fréquemment observé, par exemple en Campine (limbourgeoise et anversoise) et en diverses régions des deux Flandres.

(2) *Rana kl. esculenta* dominante par rapport à *R. lessonae*, situation fréquemment rencontrée, surtout en Basse et en Moyenne Belgique, mais aussi en Lorraine française (étang de Lindre, Corniéville, étangs de la

Woëvre méridionale, etc.) et en Franche-Comté (forêt de Pontarlier).

(3) *Rana kl. esculenta*, seule, dans certaines grandes vallées (citées au § 4.2), dans le district maritime et dans le district du Boulonnais. Nous ignorons encore si ces populations comportent des individus triploïdes à méiose anormale comme on devrait s'y attendre (GÜNTHER, UZZELL & BERGER, 1979). Il convient toutefois de se montrer réservé à propos de telles populations monospécifiques, car l'expérience de terrain nous a montré que *R. kl. esculenta* se capture plus facilement que *R. lessonae*. Cette remarque concerne évidemment aussi le deuxième type de populations cité, qui n'est peut-être pas fondamentalement différent du premier.

(4) *Rana lessonae* seule. Cette situation semble bien exister car des prospections systématiques ne nous ont pas permis de trouver un seul exemplaire de *R. kl. esculenta* dans ces populations.

Certaines de ces stations correspondent aux sites où BOULENGER avait déjà signalé la présence de *R. lessonae*. Par contre, certaines populations, qui ne comportent, selon nous, que *R. lessonae*, ont été considérées par HULSELMANS (1979), soit comme *R. kl. esculenta*, soit comme une forme présumée intermédiaire entre *esculenta* et *lessonae*.

La répartition de ces populations pures de *R. lessonae* est précisée plus loin (§ 4.2).

(5) *Rana lessonae* dominante par rapport à *R. kl. esculenta*. Cette situation est apparemment rare. Nous pensons l'avoir observée dans certaines récoltes de Fagne-Famenne où l'on trouve quelques exemplaires de *R. kl. esculenta* au sein d'un lot abondant de *R. lessonae*.

(6) *Rana ridibunda* a été observée dans des étangs, où elle était toujours associée, soit à *R. kl. esculenta*, soit à *R. lessonae*.

R. ridibunda a été observée en quelques stations. Nous avons la certitude qu'il s'agit, dans tous les cas, du résultat d'une introduction volontaire, le plus souvent par des raniculteurs. Quelques stations tombent un peu en dehors de nos cartes; elles tomberaient dans les carrés suivants de la carte IFFB plus vaste: J 10-13 et 22, K 9-26 et M 9-26 (voir JAKOBS, 1981).

Toutefois on ne peut pas exclure la possibilité de trouver très occasionnellement des individus isolés de *R. ridibunda* qui résulteraient du croisement *esculenta* x *esculenta*. Cette possibilité, parfois négligée (par

exemple par DUBOIS, 1982: 43) a pourtant bien été mise en évidence expérimentalement par BERGER (1973: tabl. I). Généralement ces individus ne survivent pas.

C'est peut-être à ce type de croisement qu'il faut attribuer la présence d'un seul juvénile de *R. ridibunda* signalée par HULSELMANS (1979) et la rareté de *R. ridibunda* aux Pays-Bas (WIJNANDS, 1979).

Dans toutes les stations de *R. ridibunda* existent soit des *R. kl. esculenta* soit des *R. lessonae* (au Grand-Duché de Luxembourg par exemple). Ces introductions de *R. ridibunda* constituent par conséquent un risque évident de pollution génétique (DUBOIS & MORERE, 1980).

Actuellement donc, les systèmes suivants de populations sont connus: L = E, le plus fréquent; L < E, assez fréquent aussi; L > E, plus rare; L seule; E seule; R (introduite), associée soit à L, soit à E.

4.2. DONNEES CHOROLOGIQUES

Seules les données concernant la Belgique, le Grand-Duché de Luxembourg et les zones immédiatement adjacentes, ont été cartographiées en raison du nombre d'informations disponibles (fig. 1 à 4).

R. lessonae est présente dans tous les districts naturels du territoire étudié, sauf peut-être dans le district maritime. Par contre, nous n'avons pas été en mesure de mettre en évidence la présence de *R. kl. esculenta* dans un certain nombre de districts où, sur la base des données biométriques et sous réserve de confirmation par électrophorèse, seule *Rana lessonae* semble exister.

C'est le cas pour la Haute-Ardenne et pour l'Oesling, pour la Lorraine belge et pour le Gutland luxembourgeois (à l'exception des grandes vallées).

Il existe aussi des populations pures de *R. lessonae* dans certains sites de la Lorraine française, mais ceci ne s'observe que localement et ne peut être étendu à l'ensemble d'une région déterminée. Nous en avons trouvé par exemple dans les mardelles de la forêt de Fénétrange (en Moselle), à l'étang de Romagne près de Mangiennes (en Meuse) et dans les mardelles des forêts de la plaine de Woëvre (Meuse et Meurthe-et-Moselle).

Dans plusieurs de ces districts, *R. lessonae* est une espèce liée aux substrats géologiques argileux et marneux: Famennien, Hettangien, Rhé-

tien, Charmouthien, fasciès marneux du Sinémurien, du Bajocien, du Bathonien, etc. Dans ces zones, le rôle des mardelles nous est apparu comme essentiel à la survie de l'espèce (voir 4.3).

Nous pensons également avoir trouvé des populations pures de *R. lessonae* dans les Vosges du Nord, dans les étangs installés au pied des escarpements ruiniformes du grès vosgien: étang de Waldeck, de Hanau, du Liesbachtal, d'Haspelschiedt dans le champ de tir de Bitche, etc.

En Lorraine française, dans toute la plaine de Woëvre, tant septentrionale que méridionale (étangs d'Amel, du Grand Fourneau, du Ractel, de Romagne-sous-les-Côtes, de Lachaussée, de Beugne et de Rénivaux, de la forêt de la Reine, etc.), puis dans le Pays des étangs (étangs de Lindre, du Stock, de Gondrexange et autres en forêt de Sarrebourg, etc.) nous trouvons une dominance nette de *R. lessonae* par rapport à *R. kl. esculenta*, alors qu'une opinion fréquemment rencontrée dans la littérature fait de ces complexes de grands étangs le biotope préférentiel de *R. kl. esculenta*.

Dans les étangs de la Lorraine orientale, on trouve des populations mixtes de *R. kl. esculenta* et *R. lessonae*. Il en va de même en Argonne (étangs de Beaulieu-en-Argonne), dans la Dombes¹ et en Franche-Comté (nette dominance de *R. kl. esculenta* par rapport à *R. lessonae* en forêt de Pontarlier par exemple).

Or tous ces étangs sont artificiels et leur origine peut remonter au XII^e siècle, dans le cas d'étangs créés par les moines et affectés à la pisciculture. D'autres plus récents servirent aux verreries ou aux forges.

Nous avançons ici l'hypothèse de travail suivante - qui ne pourra être transformée en axiome que lorsqu'elle aura été examinée de façon critique à l'échelle au moins de la France entière - que les zones de grands étangs où l'on rencontre des populations de *R. lessonae* sont celles où existent, dans les forêts ou les prés adjacents, des mardelles, qui avaient assuré la survie de *R. lessonae* jusqu'au moment où les étangs furent réalisés. C'est cette population autochtone qui en assura la colonisation et qui a réussi à se maintenir jusqu'à nos jours dans les zones qui ont pu, grâce à

1. "*Dombensis Pagus*": il faut donc écrire la Dombes et non les Dombes; il faut parler du plateau ou de la côtière de (la) Dombes, ou encore des étangs dombistes dont PERCEVEAUX (1972) a rappelé l'origine (*Bull. Soc. Nat. Archéol. Ain*, 86: 83-107).

leur isolement, surtout par rapport aux grandes vallées, échapper à l'invasion récente de *R. kl. esculenta*.

Inversement, les informations dont nous disposons jusqu'ici nous donnent à penser que des étangs qui furent installés dans une région où il n'y avait pas de mardelles et non loin des grandes vallées, sont des biotopes à *R. kl. esculenta*.

Certaines populations des régions littorales nous paraissent actuellement être constituées exclusivement de *R. kl. esculenta*. Ceci vaut pour le district maritime (Belgique et zones limitrophes aux Pays-Bas et en France) et pour le district du Boulonnais.

Dans les grandes vallées, comme l'Escaut, la Meuse, la Moselle, le Rhin, nous trouvons que c'est *R. kl. esculenta* qui domine nettement.

La répartition géographique relative de *R. kl. esculenta* et de *R. lessonae*, connue actuellement de manière plus que rudimentaire, faut-il le dire, semble, selon nous, être plutôt le reflet d'un déterminisme historique qu'écologique.

Rana lessonae est une espèce autochtone ancienne, qui a pu assurer sa survie grâce à l'isolement de certaines de ses colonies, opinion déjà clairement énoncée dans les conclusions de WIJNANDS (1979). *Rana kl. esculenta*, taxon hybridogène, possède une plasticité écologique et surtout un erratisme qui lui donnent un pouvoir concurrentiel élevé par rapport à *R. lessonae*, dont elle va envahir le territoire en partant des plaines ou en suivant les grandes puis les petites vallées et les zones littorales.

Telle est l'image provisoire que nous nous faisons de la mise en place de ces deux taxons en Europe occidentale. Si elle est correcte, il faudra évidemment tout mettre en oeuvre pour préserver ces colonies pures de *R. lessonae* dont nous pensons avoir trouvé un vaste réservoir en Ardenne (incluant l'Oesling et l'Eifel), en Lorraine et dans les Vosges du Nord.

On a souvent affirmé que la "Grenouille verte" ne dépassait pas en Belgique l'altitude de 350 m. Nous avons déjà démontré que cette opinion n'était plus recevable (PARENT, 1979 b) mais nous ignorions à l'époque que les altitudes records enregistrées concernaient en fait *R. lessonae*! Rappelons qu'elle atteint donc 410 m en Lorraine belge, 420 m au Grand-Duché de Luxembourg, qu'il y a de nombreuses stations entre 400 et 500 m en Ardenne belge (Assenois, Carlsbourg, Paliseul, Tintange, Luchy, Bovigny, Sommerain,

etc.) et dans l'Eifel (liste dans JAKOBS, 1981), des stations à plus de 500 m par exemple à la Croix Scaille, dans les environs de Bastogne et près de Schönecken, dans l'Eifel. Actuellement l'altitude record, 570 m, est atteinte sur le Plateau de la Baraque de Fraiture, dans un biotope très particulier, décrit plus loin.

4.3. DONNEES ECOLOGIQUES

(1) *Rana lessonae* et *R. kl. esculenta* coexistent en Campine limbourgeoise où l'un des auteurs (J. B.) s'est attaché à préciser leur écologie respective au sein d'une même région naturelle. Des détails figurent dans trois publications (BURNY, 1984 a-c).

En Campine limbourgeoise, *R. kl. esculenta* est presque aussi commune que *Bufo bufo*! Cette Grenouille est spécialement fréquente dans deux types de biotopes:

- (a) les complexes d'étangs et les grands étangs isolés;
- (b) les chapelets de petites mares d'origine artificielle récente (les vingt dernières années), dans les vallées, à proximité des résidences secondaires et des zones récréatives. Leur typologie est très variée et le pH peut varier de 5 à 6,5.

Dans cette région, il n'y a aucun étang méso- à eutrophe où n'existerait pas *R. kl. esculenta*. Que cet étang soit à proximité d'une lande à bruyères, dans une vallée au lit majeur important, ou encore sur les replats entourant le plateau de Haute Campine, au sein d'un complexe d'étangs, n'importe guère.

R. kl. esculenta a également été observée:

- (a) dans des mares où se manifeste une forte nitratisation due à la présence de colonies de Mouettes rieuses (*Larus ridibundus*);
- (b) dans des mares franchement oligotrophes;
- (c) dans d'anciennes mares oligotrophes qui, à la suite des pratiques agricoles contemporaines, ont subi un processus partiel d'eutrophisation;
- (d) dans des zones marécageuses semi-naturelles correspondant à d'anciennes zones agricoles drainées mais actuellement laissées à l'abandon. L'exemple typique est celui du Stamprooierbroek à Kinrooi-Molenbeersel, où

R. kl. esculenta se trouve dans les anciens drains, les petites mares, les fossés abandonnés, c'est-à-dire dans les zones où la densité de la végétation reste encore actuellement la plus faible. Elle se maintient parfois après le début de la recolonisation par les saules, mais au moment où l'aulnaie s'installe, elle est définitivement remplacée par *Rana temporaria*.

(e) On la trouve aussi dans les grandes prairies inondées en hiver et au printemps: vallée du Démer par exemple.

L'erratisme de *R. kl. esculenta*, qui explique la colonisation toute récente des mares créées dans les vallées, est également à l'origine de sa présence, en petit nombre toutefois, dans des pièces d'eau isolées, de faible surface, qui se trouvent soit au sein de plantations de conifères, soit au coeur de vastes pâturages créés au XX^e siècle au détriment des anciennes landes à bruyères.

L'inféodation à l'eau est pourtant très importante, car *R. kl. esculenta* ne quitte l'eau qu'en période d'orages nocturnes. L'erratisme est plus marqué chez les juvéniles, comme cela a été observé directement puis confirmé par des captures au piège (BURNY, 1984 b).

Dans le cours moyen et supérieur des rivières entaillant le plateau de la Haute Campine, on trouve des populations de *R. kl. esculenta* d'abondance moyenne, alors que dans les grands étangs, les populations sont incontestablement plus fournies.

(2) En Haute Campine, *Rana lessonae* présente une écologie beaucoup plus stricte que *R. kl. esculenta*. On sait actuellement avec certitude:

(a) qu'elle manque dans toutes les vallées;

(b) qu'elle est localisée dans un petit nombre de sites sur le plateau de la Haute Campine et ses abords;

(c) qu'elle n'est pas exclusivement inféodée à des milieux oligotrophes mais qu'on la trouve également dans des sites méso- à eutrophes, comme par exemple:

- les grands étangs d'origine artificielle mais ancienne (parfois avant le XV^e siècle), destinés au départ à la pisciculture, vocation que plusieurs d'entre eux ont conservée à l'heure actuelle (voir REMANS, 1969);

- les petites mares isolées au sein des pâturages dont l'eau s'est peu à peu enrichie à la suite de l'utilisation d'engrais azotés;

- les bordures mésotrophes (zones d'atterrissement à *Carex rostrata*, *Comarum palustre*, *Juncus effusus*) d'étangs ou de mares, l'exemple le plus typique étant le "ven" (mare) "Onder de Berg" à Maasmechelen.

Il n'est donc pas exceptionnel de trouver en Haute Campine dans un même biotope à la fois *R. lessonae* et *R. kl. esculenta*.

Certains des biotopes cités plus haut, où l'on s'attendrait à trouver *R. lessonae*, en sont dépourvus. Nous présumons que l'espèce en a été éliminée ou bien par les colonies de mouettes rieuses, soit par consommation directe (constatée!) soit par suite de l'eutrophisation du milieu (guano), ou bien à la suite de l'utilisation de produits toxiques dans les terrains militaires (Bourg Léopold), ou bien par l'affectation piscicole de ces étangs.

(3) Les tourbières des fagnes de la Haute Ardenne (La Croix Scaille, le Plateau de Recogne, la Baraque de Fraiture, les Hautes Fagnes) sont des biotopes à *R. lessonae*. Tourbières à sphaignes, ce sont des milieux typiquement oligotrophes.

Par contre en Lorraine belge, dans les marais de la Haute Semois (ou du moins dans ce qu'il en reste), on trouve toute la gamme des tourbières basses aux tourbières bombées; elles peuvent être acides, neutres, ou même légèrement alcalines. Milieux nettement plus riches que les tourbières ardennaises, elles hébergent pourtant aussi *R. lessonae*.

Les petites mares des fagnes ardennaises peuvent être d'authentiques pingos. Un pingo est une mare naturelle provenant de la ségrégation de glaces produites à partir d'eaux superficielles et stagnantes et de durée séculaire ou millénaire. Cette formation fréquente en région arctique ou polaire, constitue pour les hauts plateaux belges un témoin remarquable, et spectaculaire lorsqu'il est vu d'avion, des glaciations quaternaires.

C'est dans un tel biotope situé en bordure de la Grande Fange (ou Fagne), sur le Plateau des Tailles que se trouve la station la plus élevée (570 m) actuellement connue en Belgique, de *R. lessonae*. Elle nous fut signalée par le Professeur P. LEBRUN (Université de Louvain-la-Neuve) qui a mis obligeamment à notre disposition un mémoire de licence inédit où O. TERAO décrit, en 1982, l'herpétofaune de ce type de biotope.

En Ardenne, on trouve également *R. lessonae* dans des étangs mésotrophes (Fange Jean-Jacques en forêt de Chiny par exemple) et des étangs

oligotrophes (Etang des Epioux, de Luchy, etc.). On la trouve même dans les noues et les bras morts (méandres recoupés) de certaines vallées, comme la Semois ardennaise par exemple.

(4) Dans les "maare" de l'Eifel, qui sont des lacs naturels d'origine volcanique, souvent en voie d'atterrissement, nous avons également observé *R. lessonae*. Ici aussi on trouve une gamme variée de biotopes: nappe d'eau libre (Schalkenmehrener et Weinfelder Maar au sud de Daun, Pulvermaar à l'est de Gillenfeld, Mosenberg à Bettenfeld), tourbière basse (Mürmesmoor au sud-est de Daun, Hinkelsmaar à Bettenfeld près de Manderscheid), tourbière bombée (Dürres Maares et Holzmaar à l'ouest de Gillenfeld).

Ces stations tombent hors des limites de nos cartes; elles correspondent aux carrés J 9-38, J 10-12, 13, 22 et 23 des cartes étendues.

Pour l'Eifel et le Pays trévire, la liste des stations de "Grenouilles vertes" actuellement connues a été publiée par JAKOBS (1981: 22 et Abb. 13) mais la cartographie est faite à une échelle trop faible et on ignore de quels taxons il s'agit.

(5) Les mardelles, d'après notre expérience actuelle, semblent bien être un biotope exclusif de *R. lessonae*. Rappelons qu'une mardelle est une dépression fermée résultant d'un effondrement naturel sur substrat marneux. Dans cette cuvette se forme un plan d'eau alimenté exclusivement par les précipitations et où se développe une végétation bien contrastée par rapport à celle de la forêt adjacente par exemple.

Nous avons constaté cette inféodation de *R. lessonae* aux mardelles en Lorraine belge, au Gutland (Luxembourg), en Woëvre (Lorraine française), dans la Lorraine orientale et méridionale (départements de la Moselle et des Vosges), dans le Bassigny (Haute-Marne).

Si nos conclusions sont correctes, nous aurions donc là un biotope dont l'intérêt zoogéographique sera resté méconnu jusqu'ici.

Toutefois, cette observation ne semble avoir qu'une valeur régionale, car elle ne se vérifie pas par exemple dans le département du Nord (France). Les mardelles des forêts domaniales de Raismes-Saint-Amand-Wallers, de Marchiennes, de Flines-les-Mortagne et de Bonsecours (France) ne semblent contenir que *Rana kl. esculenta*!

Dans l'état actuel de nos prospections, dans le département du Nord, nous n'avons observé *R. lessonae* que dans deux sites: la Grande Tour-

bière de Vred et la Grande Tourbière de Marchiennes.

(6) Les gravières, si fréquentes dans le lit majeur des grands fleuves (Meuse, Moselle, Rhin) constituent un biotope préférentiel pour *R. kl. esculenta*, mais dès que l'on quitte le lit majeur de ces fleuves et de leurs affluents principaux, on retrouve *R. lessonae*. Celle-ci s'aventure (?) même dans la plaine alluviale, soit dans les forêts riveraines marécageuses (la grande forêt du Rhin par exemple), soit dans les bras morts du fleuve (par exemple dans l'Altrhein à Plittersdorf, en R.F.A., ou encore dans la Vieille Meuse à Ailly, près de Saint-Mihiel, département de la Meuse, France).

5. CONCLUSIONS SOUS FORME DE RESUME

(1) On connaît actuellement, pour le territoire étudié, trois taxons: *Rana lessonae* (L), *R. kl. esculenta* (E) et *R. ridibunda* (R); ce dernier n'est pas indigène.

Ils réalisent apparemment les systèmes de populations suivants: (a) L = E, fréquent; (b) L < E, également fort répandu; (c) L > E rare (par exemple en Fagne-Famenne); (d) L en Haute-Belgique et dans les régions adjacentes (Haute-Ardenne, Oesling, Eifel), en Lorraine belge et dans le Gutland luxembourgeois; (e) E seul au littoral et dans le Boulonnais, ainsi que dans certaines grandes vallées; (f) R, toujours introduit, et chaque fois associé soit à L soit à E.

(2) La répartition actuelle des deux taxons, L et E, nous paraît être dictée plus par des facteurs historiques qu'écologiques. Le réservoir de populations pures de *R. lessonae* que nous pensons avoir mis en évidence en Ardenne, en Lorraine et dans les Vosges du Nord devrait être protégé à tout prix.

L'importance inattendue des mardelles pour la survie de *R. lessonae* est soulignée. Ces biotopes doivent donc être protégés (nord-est de la France, Lorraine belge, Gutland luxembourgeois).

Soustraire les "Grenouilles vertes" de la liste des espèces protégées, comme on l'a fait en France, en Belgique et au Grand-Duché de Luxembourg, constitue une erreur de notre législation, car elle compromet la sur-

vie des populations de *R. lessonae*. Toute nouvelle importation de *R. ridibunda* devrait également être interdite.

(3) Les déterminations de *R. lessonae* faites par BOULENGER il y a près d'un siècle étaient correctes. Par contre, les données récentes publiées par HULSELMANS (1979) sont souvent en désaccord avec nos propres déterminations, en raison de la méthodologie, inappropriée selon nous, qu'il a utilisée.

(4) L'écologie des deux taxons est précisée. *R. lessonae* n'est pas exclusivement liée aux milieux oligotrophes.

REMERCIEMENTS

Geert et Martine LEJEUNE ont bien voulu se charger de composer le programme de la calculatrice électronique utilisée en vue de la détermination très rapide des échantillons examinés, en appliquant les formules de WIJNANDS & VAN GELDER (voir 3).

Les collections de l'Institut Royal des Sciences naturelles à Bruxelles, où sont déposées d'ailleurs une partie des collections du second auteur, n'ont pu être examinées qu'en novembre 1984 seulement. Nous remercions l'actuel responsable du service herpétologique de cette institution, G. LENGLET, pour son obligeance.

Alain DUBOIS et les membres du Comité de lecture d'*Alytes* nous ont fait part de nombreuses remarques pertinentes et utiles.

Nous les remercions bien sincèrement.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BERGER, L., 1973. - Systematics and Hybridization in European Green Frogs of *Rana esculenta* complex. *J. Herpet.*, 7: 1-10.
- 1977. - Systematics and hybridization in the *Rana esculenta* complex. In: TAYLOR, D. H. & GUTTMANN, S. I., (eds.), *The reproductive biology of Amphibians*. New York & London, Plenum: 367-388.
- BERGER, L., ROGUSKI, H. & UZZELL, T., 1978. - Triploid F₂ progeny of water frogs (*Rana esculenta* complex). *Folia Biolog. (Kraków)*, 26: 231-248.
- BERGMANS, W. & PARENT, C. H., 1981. - Verspreidingskaarten. In: SPARREBOOM, M., (red.), *De Amfibieën en Reptielen van Nederland, België en Luxemburg*. Rotterdam, Balkema: 234-259.
- BLANKENHORN, H., HEUSSER, H. & VOGEL, P., 1971. - Drei Phänotypen von Grünfröschen aus dem *Rana esculenta*-Komplex in der Schweiz. *Rev. suisse Zool.*, 78: 1242-1247.
- BORKIN, L. Ja., GARANIN, W. I., TICHENKO, N. T. & ZAUNE, I. A., 1979. - Some results in the green frogs survey in the USSR. *Mitt. Zool. Mus. Berlin*,

55 (1): 153-170.

- BOULENGER, G. A., 1891. - A contribution to the knowledge of the races of *Rana esculenta* and their geographical distribution. *Proc. zool. Soc. London*, 1891: 374-384.
- 1896-1897. - *The Tailless Batrachians of Europe*. Parts I & II. London, Ray Society: 2 + i-iii + 1-376, pl. I-X, 2 cartes.
- 1918. - On the races and variations of the edible frog, *Rana esculenta* L. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (9), 2: 241-257.
- 1921. - Quelques indications sur la distribution en Belgique des Batraciens et Reptiles. *Ann. Soc. roy. Zool. Malacol. Belgique*, 52: 114-124.
- 1922. - Quelques indications sur la distribution en Belgique des Batraciens et Reptiles. *Natur. belges*, 3 (4-5): 52-53, 71-77.
- BURNY, J., 1984 a. - Extension de l'aire de *Umbra pygmaea* De Kay, 1842 (Pisces, Umbridae) en Campine limbourgeoise. *Natur. belges*, 65: 193-199.
- 1984 b. - Trek en terreingebruik van de amfibieën in een gedeelte van het reservaat "De Maten" te Genk (provincie Limburg) in 1983. *De Wielewaal*, 50 (Januari 1984): 2-16, 1 carte.
- 1984 c. - Hoofdtrekken van verspreiding en ecologie van de herpetofauna op en rondom de Hoge Kempen, Limburg, België. *Natuurhist. Maandbl.*, 73 (3): 57-65.
- DUBOIS, A., 1977. - Les problèmes de l'espèce chez les Amphibiens Anoures. *Mém. Soc. zool. Fr.*, 39: 161-284.
- 1982. - Notes sur les Grenouilles vertes (groupe de *Rana* kl. *esculenta* Linné, 1758). I. Introduction. *Alytes*, 1: 42-49.
- DUBOIS, A. & GÜNTHER, R., 1982. - Klepton and Synklepton: two new evolutionary systematic categories in zoology. *Zool. Jahrb. Syst.*, 109: 290-305.
- DUBOIS, A. & MORERE, J.-J., 1980. - Pollution génétique et pollution culturelle. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 488: 5-22.
- EBENDAL, T., 1977. - Karyotype and serum protein pattern in a Swedish population of *Rana lessonae* (Amphibia, Anura). *Hereditas*, 85: 75-80.
- 1979. - Distribution, morphology and taxonomy of the Swedish green frogs (*Rana esculenta* complex). *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 55 (1): 143-152, pl. V.
- EBENDAL, T., BERGLUND, B. & RYMAN, N., 1981. - The Swedish green frogs (*Rana esculenta* complex). *Fauna och Flora*, 76: 189-200.
- EBENDAL, T. & UZZELL, T., 1982. - Ploidy and immunological distance in Swedish water frogs (*Rana esculenta* complex). *Amphibia-Reptilia*, 3: 125-133.
- FORSELIUS, S., 1963. - Distribution and reproductive behaviour of *Rana esculenta* L. in the coastal area of N. Uppland, C. Sweden. *Zool. Bidr.*, 35: 517-528, 1 pl.
- GÜNTHER, R., 1970. - Der Karyotyp von *Rana ridibunda* Pall. und das Vorkommen von Triploidie bei *Rana esculenta* L. (Anura, Amphibia). *Biol. Zentralbl.*, 89: 327-342.
- 1974. - Neue Daten zur Verbreitung und Ökologie der Grünfrösche in der DDR. *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 50: 287-298.
- 1976. - Zum natürlichen Vorkommen und zur Morphologie triploider Teichfrösche "*Rana esculenta*" L., in der DDR (Anura, Ranidae). *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 51 (1975): 145-158.
- GÜNTHER, R., UZZELL, T. & BERGER, L., 1979. - Inheritance patterns in triploid *Rana esculenta*" (Amphibia, Salientia). *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 55 (1): 35-57.
- HALPMANN, H. & MÜLLER, P., 1972. - Populationsuntersuchungen an Grünfröschen im Saar-Mosel-Raum. *Salamandra*, 8: 112-116.

- HEYM, W. D., 1974. - Studien zur Verbreitung, Ökologie und Ethologie der Grünfrösche in der mittleren und nördlichen Niederlausitz. *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 50: 263-286.
- HOTZ, H., 1974. - Ein Problem aus vielen Fragen: europäische Grünfrösche (*Rana esculenta*-Komplex) und ihre Verbreitung. *Natur Mus.*, 104: 262-272.
- HOTZ, H. & BRUNO, S., 1980. - Il problema delle rane verdi e l'Italia (Amphibia, Salientia). *Rendic. Accad. Naz. Sci. detta del XL. Mem. Sci. fisiche e nat.*, 98 (1979-1980) (6): 49-112.
- HULSELMANS, J. L. J., 1979. - Morfologische gegevens betreffende *Rana esculenta* in België (Anura, Ranidae). *Ann. Soc. roy. Zool. Belg.*, 108: 151-158.
- JAKOBS, B., 1981 (+ 1982). - Ergänzende Angaben zur Verbreitung der Amphibien und Reptilien im Bereich des Regierungsbezirk Trier. *Aus d. Tierwelt d. Trierer Raumes, Inform. 8* (Nov. 1981): 1-49 + 26 p., 4 pl., annexes I-VIII; (+ 2 feuilles libres ajoutées en 1982).
- PARENT, G. H., 1979 a. - Origine et inventaire des collections herpétologiques du Musée des Sciences naturelles de l'Abbaye de Maredsous (Denée, province de Namur, Belgique). *Soc. Nat. Namur-Luxembourg, Nouvelles brèves, III* (1), suppl. II: 1-18 (distribué dans le *Recueil des travaux des Membres de la Soc. des Natur. Namur-Luxembourg*, n° 51).
- 1979 b. - Atlas provisoire commenté de l'herpétofaune de la Belgique et du Grand-Duché de Luxembourg. *Natur. belges*, 60 (9-10): 251-333.
- REMANS, A., 1969. - Over Genker vijvers. *Heidebloemke*, 28: 198-213.
- SPARREBOOM, M., (red.), 1981. - *De Amfibieën en Reptielen van Nederland, België en Luxemburg*. Rotterdam, Balkema: 1-284.
- UZZELL, T. & BERGER, L., 1975. - Electrophoretic phenotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae*, and their hybridogenetic associate, *Rana esculenta*. *Proc. Acad. nation. Sci. Philadelphia*, 127: 13-24.
- UZZELL, T., GÜNTHER, R. & BERGER, L., 1977. - *Rana ridibunda* and *Rana esculenta*: a leaky hybridogenetic system (Amphibia, Salientia). *Proc. Acad. nation. Sci. Philadelphia*, 128: 147-171.
- UZZELL, T. & HOTZ, H., 1979. - Electrophoretic and morphological evidence for two forms of green frogs (*Rana esculenta* complex) in peninsular Italy (Amphibia, Salientia). *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 55 (1): 13-27.
- WIJNANDS, H. E. J., 1977. - Distribution and habitat of *Rana esculenta* complex in the Netherlands. *Netherl. J. Zool.*, 27: 277-286.
- 1978. - Plasma albumins and biometrical characteristics of different forms of *Rana esculenta* complex. *Zool. Jahrb. Syst.*, 105: 337-346.
- 1979. - Partial ecological isolation of *Rana lessonae* and *Rana esculenta* as a mechanism for maintenance of the hybrid form, *Rana esculenta* (Anura, Ranidae). *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 55 (1): 131-142.
- 1980. - De "Groene Kikker" bestaat niet. *Vakblad v. Biologen*, 59 (18): 308-311.
- WIJNANDS, H. E. J. & VAN GELDER, J. J., 1976. - Biometrical and serological evidence for the occurrence of three phenotypes of green frogs (*Rana esculenta* complex) in the Netherlands. *Netherl. J. Zool.*, 26: 414-424.